В. А. Мамонтова

ЭВОЛЮЦИЯ, ФИЛОГЕНЕЗ И СИСТЕМА ТЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ЛЯХНИД (APHIDINEA, LACHNIDAE)

СООБЩЕНИЕ I

Введение

Исследуя эволюцию ляхнид, их филогению и место в системе тлей, автор пришел к выводу, что большинство самых новейших представлений зарубежных авторов (Mackauer, 1965; Heie, 1967 и др.), а также разработанные ими системы самих ляхнид основаны на формально-морфологическом методе, во многом искусственны и филогенетически необоснованы. При этом они противоречат ряду положений, высказанных в свое время выдающимся отечественным афидологом А. К. Мордвилко (1914, 1934, 1935, 1936 и др.), которые были незаслуженно забыты. Построенная им почти полвека назад система, по моему мнению, гораздо ближе к естественной, чем многие системы современных авторов, вооруженных немалыми достижениями новейшей науки. В настоящей работе отстаивается первичная примитивность ляхнид, а при разработке системы использован филогенетический метод, при котором все морфологические и биологические особенности оцениваются с филогенетических позиций с точки зрения первичности или вторичности признаков, влияния на их формирование условий жизни, короче выясняются конкретные адаптации и вызывающие их причины. Такой подход к проблеме особенно необходим при отсутствии палеонтологического материала.

При филогенетическом анализе признаков под углом зрения их первичной примитивности или эволюционной подвинутости, или, по терминологии Геннига (Hennig, 1953), плезио- или апоморфности, явственно проявляется свойственное всем систематическим группам тлей, независимо от их таксономического ранга, сочетание более или менее высокой ступени организации с наличием первично примитивных, древних, унаследованных от предков признаков. Например, надсемейство Adelgoidea достигло наивысшей среди тлей степени специализации. И только у них сохранился еще древнейший для тлей способ размножения девственных форм — откладка яиц. У всех других тлей, даже таких морфологически примитивных, как ляхниды, девственницы размножаются живорождением. И соответственно — у едва ли не самого примитивного среди ляхнид рода *Stomaphis* самцы уже бескрылы, сильно редуцированы, в частности лишены ротового аппарата, что встречается лишь у таких специализированных семейств, как Pemphigidae и Phylloxeridae. У ляхнид рода *Cinarella* сектор радиуса на передних крыльях самый апоморфный в семействе, а лапки ног, наоборот, самого примитивного среди всех тлей строения. Тахтаджян (1959, 1966) называет такое явление гетеробатмией (эволюционой разноступенчатостью). Оно объясняется тем, что в различных группах, в зависимости от условий жизни, эволюция осуществляется неравномерно и различными темпами, путем изменения в каждом конкретном случае различных категорий признаков, то есть налицо процесс, названный Де Биром (De Beer, 1954) мозаичной эволюцией. Ее следствием и является гетеробатмия.

В строении ляхнид, по сравнению с другими семействами тлей, сохранилось больше всего примитивных черт, перемежающихся с немногими эволюционно новыми. Поэтому, чтобы выяснить родственные связи ляхнид в подотряде тлей и в самом семействе, все эволюционно подвинутые признаки необходимо было отделить от примитивных признаков древних предков.

На основании так или иначе понятого филогенеза ляхнид и была разработана система. При этом, памятуя убедительное предостережение Родендорфа (1961), автор старался избежать и другой крайности, связанной с формальным пониманием системы, как всегда адекватной филогенезу.

В разработанной системе отражены все достижения систем Мордвилко, Бернера, Шапошникова и других авторов. В то же время, она содержит ряд совершенно новых положений. Некоторые из уже опубликованных (Мамонтова, 1972) подтвердились при анализе кариотипов десяти видов ляхнид (Рукавишников, 1974), а также работами польских ученых (Glowacka и др., 1973, 1974), изучивших строение половых органов самцов некоторых ляхнид.

Филогения ляхнид

По сравнению с представителями других семейств тлей, ляхниды отличаются значительной примитивностью строения и слабо выраженным полиморфизмом генераций. Примитивны у ляхнид форма и крупные размеры тела и, особенно, длинное крыло в подсемействе Cinarinae, где оно в 1,5 раза и более длиннее тела; более слабая, чем в других группах, степень подвинутости в направлении диптеригии; строение головы — наличие теменного и лобных швов; поперечная и продольная расчлененность грудных тергитов у многих цинар; равномерный, густой, мало дифференцированный волосяной покров тела; 5-члениковые усики личинок I возраста; примитивный хвостик, строение задних ног — они длинные, ходильного типа, с длинным первым члеником задней лапки у многих Cinarinae, наиболее близкой лапкам клопов и цикадок. Последнее свидетельствует, что у ляхнид сохранились даже некоторые архаичные патрестические признаки строения (признаки древнейших предков), подобно сохранению яйцерождения у Adelgoidea. Примитивны такие важные для понимания филогении признаки, как половые органы самцов, четкая сегментация тела.

К этому можно отнести и слабо выраженный у ляхнид полиморфизм. Хотя последний зависит не столько от филогенетического возраста, сколько от условий жизни, само по себе наличие резко морфологически разграниченных генераций свидетельствует о достижении группой достаточно высокого уровня эволюционного развития, чем как раз и характеризуется большинство тлей. Ляхниды составляют исключение, что свидетельствует об их обитании в относительно стабильных условиях на протяжении долгого периода. Действительно, большинство ляхнид связано с голосеменными растениями — хвойными, формами древними в современной нам флоре.

Итак, отдельные генерации ляхнид в их жизненном цикле морфологически весьма похожи, например, основательницы и бескрылые девственницы следующих поколений; бескрылые и крылатые девственницы, что проявляется в наличии у тех и других теменного шва на голове, значительной склеротизации грудных сегментов бескрылых, а также в слабой разнице в размерах тела различных генераций (у форм эволюционно более молодых, со сложными жизненными циклами, разница в

размерах тела представителей различных генераций значительна) и пр. Иными словами, если в других семействах настоящих тлей (Aphidoidea) так называемые крылатообразные бескрылые появляются в виде исключения, то у ляхнид это — правило. Фактически все бескрылые ляхниды в той или иной степени являются крылатообразными. Исключение наблюдается только в подсемействе Traminae, где уже появляются настоящие бескрылые. Однако именно эти формы и здесь чрезвычайно редки.

Тли — филогенетически относительно древняя группа. Однако они появились не ранее пермского периода, поскольку могли возникнуть лишь в условиях умеренного климата; им свойственна гетерогония — сезонная смена девственных и амфигонных генераций. В ископаемых остатках наиболее близкой к ним группой является вымершее пермское семейство — Archescytinidae. Из-за нежных и тонких покровов сохранилось сравнительно немного ископаемых остатков тлей из палеозоя и нижнего и среднего мезозоя. Ляхниды среди них неизвестны.

Наибольшее количество остатков тлей сохранилось из третичного периода в отложениях нижнего олигоцена и миоцена, чаще всего в янтаре, причем, большинство изученных родов олигоцена относится к вымершим. Остатки в отложениях миоцена, наоборот, представлены уже большим числом современных родов и даже видов. Однако они почти ничего не дают для понимания эволюции, как и единственная описанная ископаемая ляхнида, ничем не отличающаяся от современной — *Longistigma caryae* Harris, найденная в слоях, датируемых как верхний миоцен или нижний плиоцен (Heie, 1971). До недавнего времени ляхниды вообще не были известны из третичного времени (Heie, 1967). Однако в миоценовых отложениях Вишневой балки Ворошиловска (Ставрополье) исследованные мною (in litt.) ляхниды составляют большинство и очень близки к современному роду *Stomaphis* по строению хоботка, трубочек и особенно жилкованием передних крыльев. Однако положение в крыльях медианы весьма своеобразно; оно намного примитивнее, чем у современных видов *Stomaphis*.

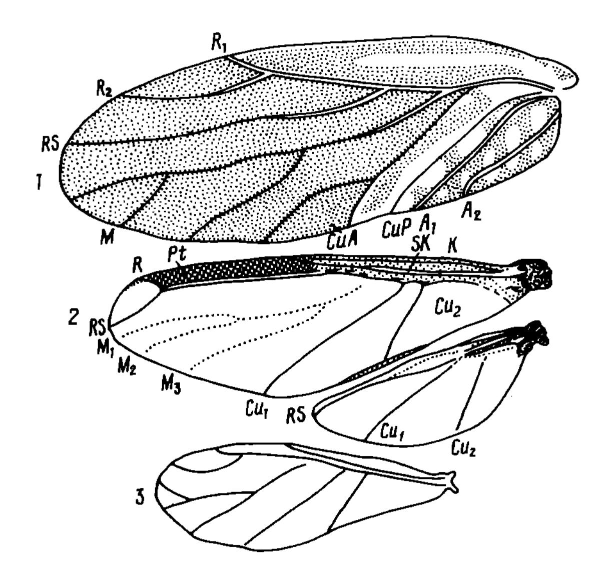
Таким образом, палеонтологических материалов, на основании которых можно было бы точно установить геологический возраст ляхнид, к сожалению, пока нет. Непосредственные предки ляхнид пока не известны. Тем не менее, отпечатки крыльев найденных тлей дают возможность сделать ряд существенных заключений об эволюции и сформировавшихся под ее воздействием родственных связях отдельных групп тлей, в том числе и ляхнид.

Изучение всех найденных остатков позволило Мордвилко (1934), а затем и Беккер-Мигдисовой (1960 и др.) проследить основное направление морфологической эволюции тлей. По их мнению, оно связано с уменьшением размеров тела и редукцией жилкования крыльев по типу двукрылости (диптеригии) и проявляется в развитии гетерономии крыльев, значительно уменьшается заднее крыло. Наиболее резко это проявилось у современных *Aphididae*, где задние крылья, по сравнению с передними, сильно редуцированы, особенно в некоторых родах.

Кроме того, переднее крыло костализуется, R+M+RS — уплотняются, задний край облегчается. При этом происходит укрепление передней части крыла и всего крыла в целом путем сращения радиуса с субкостой и проксимальными частями двух кубитальных жилок, медианы и сектора радиуса (RS). В результате эти жилки укорачиваются, сдвигаются к переднему краю крыла и становятся почти перпендикулярными радиусу. Заднее крыло при этом облегчается. По мнению Мордвилко, эти изменения были сопряжены с уменьшением размеров крыла, что убедительно иллюстрирует эволюция заднего крыла. В связи с резким

уменьшением его размеров, сектор радиуса и медиана полностью исчезают, а две кубитальные жилки расположены совсем близко от дистального края крыла.

В связи с особенностями жилкования крыльев ляхнид, в центре внимания исследователей оказался сектор радиуса, его расположение и форма. В примитивном состоянии он длинный, сильно изогнутый и начинается на радиусе. В результате всех вышеуказанных преобразований, RS передвинулся к переднему краю крыла и начинается уже на птеростигме, причем, тем ближе к ее переднему краю, чем дальше зашел эволюционный процесс (рисунок).



Эволюция крыла Aphidaria:

1 — Archescytinidae (по Беккер-Мигдисовой, 1961); *2* — Lachnidae (по Pašek, 1954); *3* — Aphididae (оригинал); *Pt* — птеростигма; *K* — костальная жилка; *SK* — субкостальная жилка; R_1 и R_2 — ветви радиуса; *RS* — сектор радиуса; M_1, M_2 и M_3 — ветви медиальной жилки; Cu_1, Cu_2, CuA и CuP — кубитальные жилки; A_1 и A_2 — анальные жилки.

Большинство авторов (Baker, 1920; Takahashi, 1931; Мордвилко, 1934; Börner, 1938, 1949; Pašek, 1953, 1954; Glowacka и др. 1974) признают древность ляхнид и первичную примитивность их строения. Противоположного мнения придерживаются авторы ряда новейших работ (Mackauer, 1965; Heie, 1967; Hille Ris Lambers — по Heie, 1967), построившие сходные в главных чертах схемы филогенетических отношений семейств тлей, в которых ляхниды рассматриваются как самое эволюционно молодое семейство. Примитивные признаки в строении ляхнид авторы считают производными, вторичными, результатом редукции. Вторичной считают они и связь ляхнид с древними растениями — хвойными.

Основанием для построения филогенетического древа авторам служит фактически единственный, общий для всего подотряда тлей морфологический критерий. Они исходят из убеждения, что самым примитивным признаком в их строении являются трехфасеточные глаза личинок I возраста. Таковыми обладают Thelaxidae, следовательно, по мнению авторов, эта группа, как наиболее примитивная, дала начало всем настоящим тлям. Кроме того, каждый автор обосновывает разработанную схему собственными данными и опирается на доказательства двух других.

Макауэр, изучающий паразитических Aphidiidae, указанный «единственный главный признак» подкрепляет их связями с тлями, исходя при этом из принципа обязательной сопряженной эволюции системы «паразит — хозяин». Поскольку состав Aphidiidae, паразитирующих на ляхнидах и представителях семейства Aphididae, оказался общим, автор объединил эти два семейства в одну, самую молодую ветвь филогенетического древа тлей (Aphididae+Lachnidae).

Хейе, изучив ископаемые остатки тлей в балтийских янтарях (олигоцен), добавил в качестве доводов в пользу молодости ляхнид еще

следующие: отсутствие последних в балтийских янтарях (Хейе считает, что они появились позже); отсутствие у них плезиоморфных признаков (примитивность их строения он считает вторичной, результатом редукции, упрощения организации); апоморфность жилкования переднего крыла — короткий, прямой сектор радиуса всех Cinarinae; наличие переходных видов в роде *Cinara,* что, по мнению Хейе, свидетельствует о молодости рода и вторичном характере его связей с хвойными. Эту вторичность связей ляхнид с хвойными Хейе обосновывает еще и тем, что большинство ляхнид обитает якобы на лиственных породах. Скажем сразу, что это ошибочно: по крайней мере 3/4 всех ляхнид связано именно с хвойными.

Хотя доводов приведено немало, ни с одним из них в отдельности, ни с представлениями авторов в целом о филогении ляхнид и положении их в системе тлей согласиться нельзя. Порочен сам принцип выбора «единственного главного признака» для построения филогенетического древа и системы. В процессе эволюции отдельных, разобщающихся групп тлей, формирующихся в различных условиях, под влиянием в каждом случае особого решающего фактора, и морфоадаптации, как правило, бывают различными, в связи с чем различно и филогенетическое значение отдельных признаков в таксономических подразделениях тлей, независимо от их ранга. Отсутствие трубочек может быть плезиоморфным — в группе, где они еще не появились, и — апоморфным, например, у некоторых Traminae, где они редуцировались.

Примитивность сегментации тела — безусловна; однако если взять ее за основу построения филогенетических схем, то некоторых представителей эволюционно молодого рода *Aphis* L. с явственно сегментированным телом, следовало бы отнести к группе филогенетически древней. Таким образом, наличие у представителей какой-либо группы явно примитивного признака еще не является доказательством древности этой группы даже если эта примитивность доказана.

Однако первичная примитивность трехфасеточных глаз личинок сама по себе является весьма спорной. Поскольку все тли первично крылаты, глаза предков тлей обязательно были многофасеточными. Какими были их личинки, мы не знаем. Редукция глаз у тлей, как правило, связана со специализацией, жизнью в почве или в галлах, что всегда вторично. В семействе ляхнид это наблюдается у большинства Traminae, живущих на корнях растений; глаза их личинок трехфасеточные, что Хейе, весьма резонно, считает результатом редукции. Такой же редукции могли подвергнуться и глаза Thelaxidae, для которых характерна явная, глубокая специализация.

Трехфасеточные глаза личинок Telaxidae соответствуют триомматидию — бугорку из трех фасеток — в сложных глазах взрослых форм большинства тлей. Этот бугорок — новообразование у тлей, его нет у представителей других Homoptera. Неизвестно, на какой стадии эволюции тлей он появился и какова его функция. Можно лишь предположить, что она очень важна, поскольку даже при полной редукции многофасеточного глаза у форм, живущих, например, на корнях растений в почве, трехфасеточный бугорок всегда остается. С него же (Мордвилко, 1914) начинается и развитие глаза у зародышей.

В связи с вышесказанным, вслед за Бернером (Börner, 1930), первично примитивными следует считать не трехфасеточные глаза личинок, а многофасеточные, в сочетании со слабее развитым триомматидием, поскольку он у тлей — новообразование.

Отрицая первичность примитивности строения ляхнид, Хейе упоминает только о коротком шпице 6-го членика усиков и трубочках, которые

он считает редуцированными. Между тем трубочки ляхнид действительно плезиоморфны как внешним, так и внутренним строением. Внешне это всего лишь отверстие в чуть приподнятом участке тела, кутикула которого еще почти ничем не отличается от кутикулы тела,— она также покрыта густыми, такими же по форме волосками и т. д. Внутренне — между их железистыми клетками и внешней средой существует непосредственная связь. В то же время в трубочках более совершенного, апоморфного типа, эта связь уже опосредована, а кутикула стенок трубочек резко меняется, лишена волосков и т. д. В случае редукции аналогичных образований в других группах тлей, они лишь сокращаются в размерах, однако все признаки апоморфности в них остаются неизменными. Это же касается и шпица, первичная примитивность строения которого у ляхнид несомненна по целому ряду признаков.

Возвращение к первичной примитивности при редукции органа или какой-либо особенности строения невозможно, что сформулировано как принцип необратимости эволюции (Dollo, 1896; Шмальгаузен, 1968). Возникает качественно новое образование, иного уровня. Поэтому невозможно считать редуцированными трубочки и шпиц 6-го членика усиков ляхнид. Тем более, что редукция этих образований обычно связана с ксероморфозом. Если, как считает Хейе, представители Cinarinae вторично связаны с хвойными, то это знаменует собой как раз обратное — переход к жизни в мезофильных условиях.

Следует, однако подчеркнуть, что не эти признаки являются главными для характеристики плезиоморфности ляхнид. Существует много других, значительно более важных признаков, о которых Хейе не упоминает и которые уже перечислены выше, и кроме того, это касается недалеко зашедшей полиморфности — слабой морфологической дифференциации отдельных генераций.

Примитивность ляхнид проявляется и в таких особенностях их биологии, как субгетереция, в наличии большого числа монотипных родов и во многом другом, что никак не объяснишь редукцией. По количеству примитивных признаков, а также по их своеобразию ляхниды резко обособлены от остальных групп тлей и стоят ближе всех к исходному, предковому типу.

Апоморфных признаков в строении ляхнид значительно меньше, хотя их наличие закономерно, иначе они не смогли бы выжить в сложных условиях смены климатов и гибели фитоценозов, подобно древним Archescytinidae и другим, известным и еще неизвестным нам вымершим ископаемым формам.

В связи с этим интересны соображения Родендорфа (1959) о так называемых «филогенетических реликтах». Для многих, бесспорно древних, архаических групп животных, существующих с палеозоя (акулы, скорпионы, поденки, стрекозы и др.) характерно наличие весьма ярких прогрессивных признаков. Наряду с высокой морфологической обособленностью, в их строении наблюдаются немногие совершенные приспособления, благодаря которым они смогли сохраниться до настоящего времени и даже стать многочисленными и широко распространенными группами животных («Прогрессивные реликты»). «Появление этих немногих приспособлений оказалось очень важным процессом, который позволил не изменяться всем другим чертам организации... Их возникновение определило и обеспечило само существование реликта, вследствие своей полезности для жизнедеятельности» (Родендорф, 1959, с. 47—48).

Тем не менее, именно апоморфностью сектора радиуса в крыле Cinarinae Хейе и другие авторы обосновывают молодость всех ляхнид,

отрицая их древность. Но даже апоморфность крыла Cinarinae в целом весьма условна, если рассматривать особенности его жилкования и формы в совокупности. Положение медианы и птеростигмы в переднем крыле и кубитальных жилок в заднем у них примитивнее, чем в других группах тлей. Для того, чтобы судить о древности группы, нельзя основываться на особенностях строения, играющих ведущую роль в ее эволюции. Естественно, что они более всего изменились и по данному признаку увели группу дальше всего от исходной, предковой формы. Так, например, положение RS Cinarinae показывает, что эволюция группы шла в направлении приобретения их крылом каких-то аэродинамических качеств, в то время как слабо изменившиеся, сохранившие архаичность медиана и птеростигма на переднем крыле и две кубитальные жилки на заднем свидетельствуют о большой древности крыла, близости его к исходному типу, морфологической общности с предковой формой. Поэтому нет никакого противоречия между примитивностью строения тела ляхнид и частичной апоморфностью крыльев Cinarinae, не выходящей за рамки обычной гетеробатмии, элементы которой проявились уже почти у всех пермских форм Aphidaria.

Таким образом, апоморфность сектора радиуса крыльев Cinarinae ни в коей мере не служит доказательством эволюционной молодости ляхнид и не находится в противоречии с общей примитивностью организации этого семейства. Синапоморфные крылья Adelgoidea редуцированы еще сильнее, что не мешает Хейе и авторам считать эту группу самой древней. Впрочем, это настолько очевидно, что никто уже не рискует доказывать обратное.

Хейе утверждает, что существует много переходных форм внутри рода *Cinara* * и это — свидетельство его молодости, аналогичной роду *Aphis*. Во-первых, это не является правилом. Целые группы видов отлично морфологически разграничены на роды и виды внутри родов, определения которых не труднее, чем, например, видов Adelgoidea на хвойных или Pemphiginae на корнях их вторичных хозяев. Однако Хейе не сомневается, что эти две группы тлей относятся к древнейшим. Таким образом, отсутствие явственных хиатусов между видами и даже таксонами более высокого ранга в одинаковой мере характерно как для молодых биологических рас, так и для очень древних архаических форм, в тех случаях, когда переходные формы не вымерли.

Во-вторых, при тщательном морфо-филогенетическом анализе этих «переходных» видов, оказывается, что у некоторых из них признаки, перебрасывающие мост от одного рода к другому, появляются вторично, в результате конвергентного развития. Два вида с лиственницы *Cinara kochiana* C.B. и *C. laricis* Walk. занимают как бы промежуточное положение между родами *Cinara* и *Cinarella* и тем самым стирают четкую грань между ними. Однако личинки I возраста и большинство признаков этих видов явно тяготеют к роду *Cinara*. У взрослых форм лапки ног такие, как у видов *Cinarella,* что является результатом их вторичного изменения в связи с переходом к жизни на лиственницах. У третьего вида с лиственницы — *Cinarellia börneri* H.R.L. такое же строение ног, тогда как по другим признакам он резко отличается от двух вышеназванных видов.

Отсутствие ляхнид в балтийских янтарях не является доказательством молодости группы; в янтарях не обнаружены и Adelgoidea — не-

---

* Таксономически соответствует Cinarini (Börner, 1952) и Cinarina (Мамонтова, 1972).

сомненно древняя группа тлей, также связанная с хвойными. Кроме того, ляхниды найдены в отложениях третичного времени (миоцен) Ворошиловска, причем количественно преобладают, что свидетельствует о расцвете группы в те времена, о чем говорилось выше. И наконец, мнение Хейе о появлении ляхнид в более позднее время опроверг сам Хейе (Heie a. Friedrich, 1971) сообщением о находке рецентного вида *Longistigma caryae* Harris в ископаемых остатках северо-восточной Исландии, датируемых верхним миоценом или нижним плиоценом. В настоящее время эта тля живет на востоке Сев. Америки, что свидетельствует о наличии в фауне Америки середины позднетретичного периода уже полностью сформированных современных родов и даже видов ляхнид.

Вклад Макауэра заключается в применении принципа сопряженной эволюции к системе «паразиты — тли» и построении на этой основе филогенетического древа тлей. Однако по накопившимся уже в настоящее время данным многих исследователей (Козлов, 1970; Зерова, 1971 и др.) сопряженная эволюция в развитии паразитов и хозяев далеко не всегда имеет место и чаще проявляется в тех случаях, когда хозяин относится к эволюционно молодой группе насекомых. И нередко близкие виды паразитов развиваются на представителях, далеких систематически, с различным филогенетическим возрастом, но подходящих экологически. Например, виды семейства Encyrtidae (Tachikawa, 1970) развиваются в кокцидах, тлях, нимфах листоблошек, в яйцах насекомых и в нимфах иксодовых клещей. «Таким образом среди хозяев энциртид оказываются не только представители различных отрядов насекомых, но и насекомые с полным и неполным превращением и вообще представители другого класса членистоногих — паукообразных. Аналогичные примеры многочисленны и среди паразитических Hymenoptera других групп. Они определяются предложенным М. А. Козловым (1970) термином «морфотипическая специализация наездников» (Зерова, 1971, с. 55).

Aphidiidae относятся к молодому надсемейству Ichneumonoidea. Поэтому их связи с различными семействами тлей также не могут быть особенно давними. Во многих случаях освоение паразитами хозяев, очевидно, также происходило за счет использования экологически подходящих объектов, независимо от их систематического положения и филогенетического возраста. Как это ни странно, аргументы в пользу этого положения можно почерпнуть и в работах самого Макауэра (Mackauer, 1968): афидиус *Paralipsis enervis* (Nees) паразитирует на представителях трех филогенетически очень далеких семейств тлей — Pemphigidae, Anoeciidae, Aphididae, а общим являются именно экологические условия хозяев: все они живут на растениях в почве.

Таким образом, как следует из всего сказанного, общность паразитических насекомых на группах «Aphididae + Lachnidae» Макауэра сама по себе не может служить доказательством филогенетической общности и этих семейств тлей. Поскольку семейство Aphididae среди тлей филогенетически самое молодое, могла иметь место сопряженная эволюция семейства и его паразитов. Однако связь последних с ляхнидами, видимо, объясняется исключительно экологическими или, быть может, физиологическими факторами, а не филогенетическим возрастом ляхнид.

Все вышесказанное приводит к выводу, что отрицание первичной примитивности ляхнид, их древности и первичной связи с хвойными не обосновано.

Место ляхнид в системе тлей

Современная систематика тлей базируется в основном лишь на морфологических особенностях взрослых тлей и личинок I возраста. Недостаточность фактического материала — полное отсутствие сведений о строении яиц представителей отдельных таксонов, половых органов амфигонного поколения, слабая изученность кариотипов, внутренних органов, жизненных циклов, поведения и других особенностей биологии, отсутствие палеонтологических материалов в отложениях дотретичного времени,— привело к тому хаосу в филогенетических построениях, которые обсуждались выше и, как следствие этого — к противоречивости взглядов на положение ляхнид в системе тлей и разработанных систем самих ляхнид.

Немалую роль при этом играет и формальный подход ряда исследователей к самой проблеме, использование ими «единственного главного признака» или понимание системы, как всегда адекватной филогенезу. Этим же обусловлены и трудности в определении объема и положения в системе надвидовых таксонов, а также гетерогенность последних во многих разработанных системах. По сути, афидологи еще только на подступах к пониманию естественной системы тлей и в том числе ляхнид.

Наибольший вклад в разработку систематики ляхнид внесли наши отечественные афидологи, начиная с классических монографий Мордвилко (1895, 1897, 1914, 1928, 1934, 1948), впоследствии незаслуженно преданных забвению, и Холодковского (1896, 1898, 1899 и др.); а затем — Айзенберга (1956), Шапошникова (1964) и ряда зарубежных авторов (Börner, 1930, 1938, 1939, 1949, 1952; Eastop, 1953; Pašek, 1953, 1954).

На протяжении XIX ст. представление об общем систематическом статусе ляхнид развивалось путем постепенного повышения ранга группы от рода *Aphis* (Linnaeus, 1758) через почти одновременно установленные три рода: *Cinara* Curtis, 1835, *Lachnus* Burmeister, 1835, и *Trama* v. Heiden, 1837, до ранга отдельного семейства Lachnidae (Passerini, 1879; Lichtenstein, 1885). Однако до настоящего времени между исследователями нет согласия в понимании таксономического ранга ляхнид и отдельных таксонов в их системе. Прежде всего это обусловлено тем, к какой систематической категории относят две главные ветви филогенетического древа тлей — Adelgoidea и Aphidoidea — к рангу семейства или надсемейства. От этого зависит и положение в системе отдельных таксонов настоящих тлей — ляхнид, пемфигид и других — в ранге отдельного семейства надсемейства Aphidoidea или в ранге подсемейства семейства Aphididae. Мордвилко (1948), Холодковский (1899), Айзенберг (1956), Нарзикулов (1962) и ряд иностранных авторов (Eastop, 1953; Szelegiewicz, 1968) считают, что ляхниды заслуживают лишь ранга подсемейства, Börner (1952), Pašek (1953, 1954), Heinze (1962), Шапошников (1964) и Мамонтова (1972) сохраняют за ними ранг семейства.

Нет согласованности и в трактовке систематических групп надродового и даже родового ранга.

Автором ляхниды отнесены к отдельному семейству Lachnidae, поскольку они значительно резче отличаются от остальных групп настоящих тлей, чем любая другая из них целым комплексом четких признаков. Это — крупные размеры, длинные передние и задние крылья, эллипсоидная форма тела и, особенно, строение головы, на которой сохраняется еще теменной, а у многих форм и лобные швы, хетотаксия тела

и лапок задних ног, подобие 1-го членика этих лапок таковому некоторых Hemiptera, хетотаксия и особое строение шпица последнего членика усиков, очень примитивные конусовидные, густо покрытые волосками трубочки, примитивное строение семенников самцов, кариотипы, морфологическое сходство особей отдельных генераций и др.

Эти признаки в такой совокупности, а большей частью и вообще, в других группах тлей не повторяются. Если к этому добавить трофические связи ляхнид с древними группами растений и примитивность большинства их морфологических и некоторых биологических особенностей, то очевидно, что эволюционно они также хорошо обособлены от других групп тлей и, безусловно, заслуживают ранга самостоятельного семейства.